DES HEXAPODES VIEUX DE 400 MILLIONS D'ANNÉES : LES COLLEMBOLES

2. — Biogéographie et Écologie

PAR Paul CASSAGNAU (*)

SOMMAIRE

	Pages
LES DIFFÉRENTS HABITATS	39
1 — Un biotope édaphique d'origine	41
2 — Des biotopes périphériques	41
— *Biotopes offrant des conditions de vie de type atmosphérique*	42
— *Biotopes offrant des conditions de vie de type interstitiel*	42
FACTEURS CHOROLOGIQUES ET RÉPARTITION A PETITE ÉCHELLE : LES COLLEMBOLES MARQUEURS BIO-GÉOGRAPHIQUES	42
ÉCOLOGIE DE LA RÉPARTITION A GRANDE ÉCHELLE	45
1 — Les facteurs abiotiques globaux	49
2 — Les facteurs bioclimatiques fondamentaux : température et humidité	50
3 — Les facteurs édaphiques	50
PLACE DES COLLEMBOLES DANS LA CHAÎNE TROPHIQUE	50
RÔLE DES COLLEMBOLES DANS LA PÉDOGENÈSE	51
CONSÉQUENCES DES INTERVENTIONS HUMAINES SUR LES POPULATIONS	55
1 — Transformation du couvert végétal	55
2 — Influence du travail du sol	57
3 — Influence des pesticides	58
4 — Action du feu	59
5 — Action du tassement des horizons superficiels	60
CONCLUSIONS	60
BIBLIOGRAPHIE	61

LES DIFFÉRENTS HABITATS

La grande majorité des Collemboles fait partie de la faune « cryptique » des entomologistes de la première moitié de ce siècle, terme relativement

(*) URA 333. Écologie et Évolution des Invertébrés terrestres. Équipe 01. Université P. Sabatier. Laboratoire de Zoologie, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex.

vague recouvrant toutes les espèces de petite taille vivant au sein de milieux les masquant à notre vue. En fait, les écologistes ont rapidement distingué des micro-habitats essentiellement caractérisés par leur structure et leur position dans l'espace, et morcelé les peuplements en autant de catégories calquées sur le découpage préalable des biotopes, en oubliant quelque peu que les organismes ne possèdent pas les mêmes facultés de discernement et les mêmes critères que l'espèce humaine pour classer les objets qu'ils habitent. De là sont nés les termes d'endogés, humicoles, muscicoles, lapidicoles, coprophiles, cavernicoles...

L'analyse objective de la répartition spatiale des espèces nous conduit bien souvent à reconsidérer ces systèmes de classification et nous oblige à minimiser les éventuelles barrières ainsi dressées artificiellement entre les micro-habitats. Une telle ambiguïté avait déjà été perçue par GISIN en 1947 lorsqu'il écrit en introduction à son travail sur les Aptérygotes du Parc national suisse : « Cette première contribution traite des Aptérygotes à pigments et ocelles nuls ou réduits; c'est une forme biologique précise que je continue d'appeler euédaphiques. A ce propos, mes hémiédaphiques correspondent à peu près aux muscicoles de JEANNEL avec la même différence de définition (basée sur la forme biologique et non plus sur l'habitat). Je n'oserais d'ailleurs appeler muscicoles les Collemboles hémiédaphiques des feuilles mortes de la forêt ou même du sol superficiel des prairies ». La mise en évidence récente (JUBERTHIE et coll., 1980) d'un milieu souterrain superficiel tend de la même manière à abattre les cloisons classiques érigées entre le monde édaphique et le monde cavernicole. Nous avons développé ce problème en 1973 dans un travail dont nous extrayons un exemple particulièrement démonstratif.

Protachorutes pyrenaeus appartient à la famille des *Neanuridae,* sous-famille *Pseudachorutinae*; le genre *Protachorutes* est un genre endémique des Pyrénées dont l'aire s'étend des forêts de l'Ariège au pays basque, entre 1.000 et 2.600 m d'altitude. Comme tous les représentants de la tribu il possède des pièces buccales étirées en stylets qui lui interdisent un régime broyeur. Il suce la pellicule d'eau recouvrant le substrat sur lequel il vit et semble se nourrir des microorganismes contenus dans celle-ci, vraisemblablement par digestion extra-orale si l'on considère l'hypertrophie des glandes salivaires dont les noyaux géants montrent un début de polyténisation. C'est donc un animal très hygrophile. Dans les étages montagnard et subalpin de la vallée d'Aure, il vit en forêt de 1.300 à 1.900 m d'altitude surtout en ombrée (hêtraie-sapinière et Rhodopineraie). L'observation de son comportement dans la nature nous montre qu'il se rencontre dans des habitats apparemment très variés mais dont le point commun dominant s'explique par l'éthologie alimentaire de l'animal : présence d'eau liquide, au moins sous forme d'eau de condensation : — à la fonte des neiges, à la surface des plans d'eau temporaires dus à la fusion des névés; — en période humide où le sol est gorgé, dans la litière de surface et dans les mousses de surface; — en phase de ressuyage du substrat, contre les morceaux de bois tombés à terre,

dans les interstices des mousses; — en période de sécheresse, dans l'humus profond, sous les pierres, à l'intérieur des morceaux de bois ayant conservé un peu d'humidité; — une période de brouillard dense suffit à le faire remonter en surface où on le trouve se déplaçant à la face supérieure des bois tombés à terre. Sa spécialisation trophique lui impose de suivre les fluctuations de l'eau pelliculaire dans des limites thermiques ne dépassant pas 15 à 16° comme maximum pendant la belle saison.

Hors du domaine forestier, il se cantonne dans les mousses froides ou dans les nids de Campagnols des neiges gorgés d'eau, au niveau de la lande et de la prairie subalpine ou alpine. Ces conditions d'humidité étant remplies, il sera à même de peupler des objets très divers et de passer de l'un à l'autre pour rester justement dans les limites exigées par la facette dominante de sa niche écologique, la facette trophique.

Un deuxième point qui nous paraît important à soulever est celui des limites à donner à la notion de sol, en relation avec ce qui vient d'être exposé, tant il est vrai que ce terme est en général utilisé sous des acceptions diverses par les auteurs. Pour le pédologue, il ne recouvre en fait que les horizons B ou horizons illuviaux de la couche minéralo-organique interposée entre la lithosphère et la biosphère. Nous pensons qu'il convient dans une optique biologique et écologique de lui substituer la notion beaucoup plus large de « milieu édaphique » en lui ajoutant des annexes susceptibles de présenter des conditions de vie peu éloignées du sol lui-même. C'est à cette seule condition que pourront être compris les déterminismes de l'évolution générale de la faune cryptique. Toute étude objective de l'écologie des Collemboles présuppose donc les deux précautions essentielles suivantes : — concevoir un milieu édaphique *sensu lato* débordant largement la notion purement pédologique de sol; — ne pas concevoir de barrières préalables trop strictes à la périphérie et au sein de ce milieu, si ce n'est celles qui apparaissent *a posteriori* comme les limites biologiques réelles de l'expansion des différentes espèces, et qui bien souvent ne se concrétisent pas par des objets facilement classables par la simple observation, ces limites dessinant en fait les contours de la niche écologique des espèces, et non plus les contours des objets leur servant de support.

Nous considérerons donc essentiellement :

1 — *Un biotope édaphique d'origine,* véritable vivier où s'enracinent les évolutions spécialisatrices ultérieures, caractérisé par la diversité spécifique la plus forte et la présence des formes les plus plésiomorphes; les *Hypogastrura* en sont l'exemple le plus typique parmi les groupes que GISIN qualifiait d'hémiédaphiques mésophiles. Ce biotope édaphique de base regroupe *grosso modo* les humus et les litières, les strates muscinales superficielles et toutes les annexes directes telles que nous les avons définies en 1961.

2 — *Des biotopes périphériques* qui se sont peuplés à partir du milieu précédent tout au long de l'histoire de la planète et dont la faune sera

d'autant plus spécialisée que la distance écologique qui les sépare du vivier d'origine sera plus grande, mais qui n'en seront que rarement isolés de façon stricte. Nous pouvons citer les milieux périphériques suivants :

— Biotopes offrant des *conditions de vie de type atmosphérique :*

. Milieu subépigé, litières... *(Tomocerus, Orchesella, Lepidocyrtus...).*
. Milieu épigé *(Paronellidae, Entomobyriidae, Symphypléones* divers).
. Côtes rocheuses, récifs *(Oudemansia, Anurida maritima...).*
. Surface de l'eau *(Podura, Hydroisotoma, Sminthurides).*
. Milieu souterrain superficiel et profond : — peuplement commun *(Arrhopalites, Oncopodura, Pseudosinella)*; — Cavernicoles stricts *(Tritomurus, Ongulogastrura...).*

— Biotopes offrant des *conditions de vie de type interstitiel :*

. Sol profond, horizon B *(Tullbergia, Isotomodes, Folsomides...).*
. Milieu subépigé, annexes indirectes *(Xenylla, Tetracanthella, Vertagopus).*
. Sables fins aériens *(Acherongia, Scaphaphorura).*
. Sables marins *(Anuridella, Archisotoma).*
. Substrats azotés : phoIéophiles, coprophiles, guanobies *(Acherontiella, Mesogastrura).*
. Nids d'insectes sociaux *(Cyphoderinae).*
. Biotopes froids : cryophiles, nivicoles *(Schaefferia, Gnathisotoma, Isotoma saltans).*

Les genres et espèces caractéristiques cités ci-dessus ne doivent cependant pas nous faire oublier que de nombreuses formes peu sténotopes ne montrent pas d'inféodation très stricte à tel ou tel biotope et servent de lien entre les différentes composantes d'un complexe édaphique généralisé.

FACTEURS CHOROLOGIQUES ET RÉPARTITION A PETITE ÉCHELLE : LES COLLEMBOLES MARQUEURS BIOGÉOGRAPHIQUES

Les Arthropodes du sol et des grottes constituent une véritable pépinière de groupes anciens, la plupart déjà différenciés au paléozoïque, d'autant plus fiables qu'ils sont en général très étroitement confinés à des biotopes spécialisés. Leur sténotopie et leur faible mobilité, leur pouvoir de diversification écologique en font un matériel de choix comme marqueurs biogéographiques, dès lors que certaines précautions sont prises. On s'adressera de préférence à des groupes à fort pouvoir reproducteur et l'on évitera « la bête rare » dont la capture devient aléatoire et dont l'absence en certains points risque de ne pas être significative. On élimi-

nera aussi les cosmopolitismes anthropophiles généralement très faciles à déceler. Surtout on subordonnera les conclusions biogéographiques à une analyse phylogénétique très poussée des lignées dont la systématique aura été révisée à l'échelle mondiale sur des critères non contestables. Un certain nombre de catégories taxinomiques supraspécifiques sont utilisables chez les Collemboles grâce aux révisions récentes fondées sur l'analyse quasi-exhaustive des caractères morphologiques, comme par exemple les *Pseudosinella* (DA GAMA, 1984), les *Xenylla* (DA GAMA, 1980), les *Entomobryomorphes* (SZEPTYCKI, 1979), les *Tetracanthella* (DEHARVENG, 1987), les *Neanurinae* (CASSAGNAU, 1983), les *Symphypléones* (BETSCH, 1980).

Il reste beaucoup à faire encore dans ce domaine. Les résultats obtenus à partir de certains genres ou familles sont très prometteurs. Un spectre biogéographique se dégage peu à peu dans lequel les groupes privilégiés apparaissent comme d'excellents traceurs spécifiques de tel ou tel domaine. Nous en résumerons quelques aspects ci-dessous.

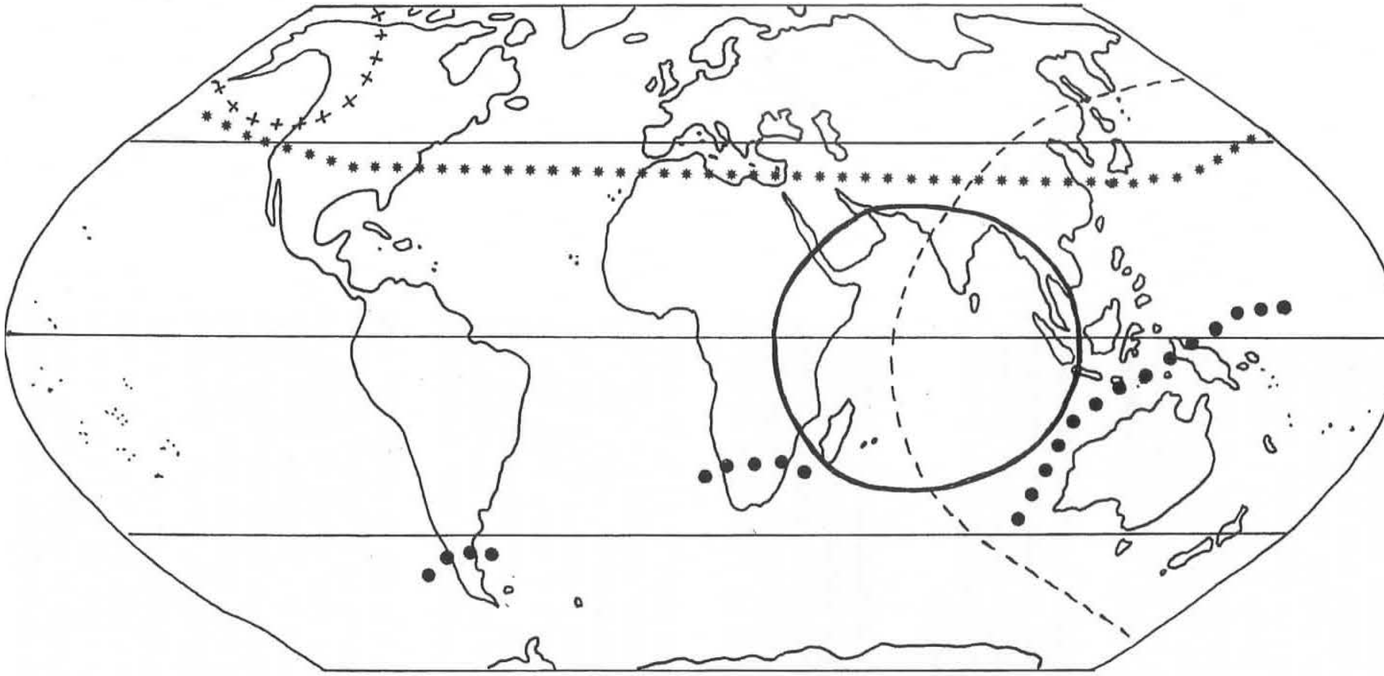
— Éléments à vaste répartition :

Les genres répartis sur les deux hémisphères semblent devoir leur expansion à une lointaine origine pangéenne et exigent une analyse plus poussée au niveau des groupes d'espèces : *Xenylla, Onychiurus, Friesea, Isotoma, Folsomia, Megalothorax, Sminthurinus...* Quelques-uns peuvent par contre être issus d'un cosmopolitisme récent, comme les *Folsomides* doués de réviviscence après dessiccation (voir p. 22).

— Éléments holarctiques. Ils sont nombreux dans le sol et les humus froids ou tempérés. Un exemple particulièrement typique a été analysé par DEHARVENG dans le genre orophile *Tetracanthella* (1987). Chez les Neanuridae, la lignée Neanurienne *sensu stricto* montre la même localisation au nord du 30e degré de latitude nord (CASSAGNAU, 1983, DEHARVENG, 1983), avec une nette dominance dans la région paléarctique, alors que les lignées morulodinienne et sensillanurienne sont essentiellement néarctiques (fig. 1). La majorité des *Hypogastrura* se sont différenciés eux aussi dans le domaine holarctique.

Les boréoalpins et sibéroalpins vont voir leur aire se fragmenter à la suite des viscissitudes glaciaires et post-glaciaires en Eurasie et Amérique du Nord. Ils sont trop nombreux pour que l'on puisse en donner ici une liste représentative. Les plus curieux sont les *Morulinae* dont l'aire dessine un vaste arc péripacifique de l'Alaska à la Californie d'une part, de la Sibérie au Japon, d'autre part, avec trois têtes de pont disjointes en direction du sud-ouest eurasiatique : Carpathes, Turquie, Himalaya.

— Les lignées holantarctiques : différenciées sur ce que certains biogéographes appellent le « Gondwana froid », elles sont aujourd'hui morcelées essentiellement sur la Patagonie, l'extrême sud de l'Afrique et les terres australes (Nouvelle Zélande en particulier) : genres *Triacanthella, Ectonura, Australonura* (fig. 1), nombreux *Katiannidae, Notachorudina* et genres voisins.



g. 1. — Chorologie des Tribus de Neanurinae : croix, aire des *Morulodini*; étoiles, limite Sud des *Neanurini*; tirets, limite occidentale des *Lobellini*; trait plein, aire des *Paleonurini* de type phylliomérien; gros points, limite Nord des *Paleonurini* de type australonurien.

— Éléments holotropicaux ou gondwaniens *sensu lato.* De l'Amérique du sud à la Nouvelle Guinée, ils peuplent une large bande de part et d'autre de l'équateur et constituent l'essentiel des peuplements en forêt tropicale. Citons chez les Entomobryomophes *Dicranocentrus, Paronella, Acanthocyrtus...,* chez les Symphypléones, les *Temeritas* et les *Calvatomina* sont parmi les plus connus. Certains remontent plus au nord et débordent sur la marge téthysienne du Gondwana mais en pénétrant dans le domaine cavernicole comme les *Acherontiella* ou les *Troglopedetes* qu'on retrouve de nos jours en Europe ou au Mexique.

— Lignées inabrésiennes et lignées gondwaniennes orientales. Les premières sont limitées à la portion septentrionale du Gondwana préjurassique (Brésil, Afrique, Inde). Les genres les plus représentatifs sont chez les Neanuridae *Arlesia, Kenyura, Furculanurida, Aethiopella.* Les lignées gondwaniennes orientales sont plus spécialement centrées sur le socle africano- indo-malgache sans rapport direct avec l'Amérique du sud. Chez les Neanuridae, elles sont à l'origine de la parenté faunistique spectaculaire constatée entre les massifs africains et l'Himalaya (CASSAGNAU, 1984) : lignée bilobellienne et lignée phylliomérienne (fig. 1).

— Lignée australo-cathaysienne. Chez les Neanurinae, la lignée dominante en Asie du sud-est et dans le Pacifique est incontestablement celle des Lobelliens qui ne pénètrent dans l'Inabrésie qu'au niveau du socle indien et encore de façon relativement modeste, son centre d'origine se situant peut-être sur le pourtour du Pacifique nord (fig. 1). Les Uchidanurinae ont un type de répartition un peu analogue avec une spécialisation intense en Australie du sud, Tasmanie, Nouvelle Zélande, Nouvelle Calédonie *(Womersleymeria, Acanthanura, Holacanthella, Caledonimeria).* Il est encore trop tôt pour écrire une biogéographie des Collemboles, mais il est évident que ce groupe peut apporter des informations essentielles pour une meilleure connaissance de la paléogéographie, en tant que marqueur fiable des étapes de la fragmentation des milieux continentaux ou des fluctuations des paléoclimats, quelle que soit l'échelle envisagée, comme en témoignent les travaux portant sur des aires relativement restreintes (CASSAGNAU, 1979; CHRISTIANSEN et CULVER, 1987; DALLAI, 1983; DA GAMA, 1986).

ÉCOLOGIE DE LA RÉPARTITION A GRANDE ÉCHELLE

Les caractéristiques biologiques des espèces peuvent être appréhendées essentiellement de deux manières qui ne s'excluent évidemment pas, mais se complètent : — D'une façon directe en les soumettant à des conditions de vie étroitement contrôlées en laboratoire, et en en déduisant leurs divers *preferenda*; cette approche écophysiologique expérimentale a l'avantage de la précision, mais est matériellement très lourde, ce qui conduit l'observateur à se limiter volontairement à un petit nombre d'espèces faciles

à élever et à manipuler, qui sont bien souvent toujours les mêmes et ne donnent qu'une image très partielle de la diversité du groupe. On connaît ces « cobayes » classiques que sont devenus *Tomocerus minor, Orchesella cincta, Onychiurus armatus, Ceratophysella denticulata, Folsomia candida, Folsomia quadrioculata*... et bien d'autres; — De façon indirecte, par l'analyse statistique des habitats et des paramètres mésologiques, qui nous renseigne sur l'affinité des peuplements vis-à-vis de tel type de niche écologique, mais aussi sur l'affinité cénotique des espèces entre elles. Cette approche biocénotique a le gros avantage de cerner rapidement l'écologie d'un grand nombre d'espèces par rapport à l'éventail des facteurs du milieu, quitte ensuite à préciser en laboratoire l'impact des plus importants sur les espèces les plus aptes à servir de modèles biologiques. L'écologie de la répartition a donc été très tôt la démarche de base pour le chercheur depuis les travaux du début du siècle (LINNANIEMI, 1907; HANDSCHIN, 1924). Dans la première moitié du XXe siècle, sous l'influence évidente de la biocénotique végétale, l'analyse des peuplements édaphiques s'est appuyée sur les structures phytosociologiques, et les associations de Collemboles ont été souvent réduites à des listes d'espèces plaquées *a priori* sur des biotopes préalablement définis sur des critères botaniques (AGRELL, 1941). Les premiers travaux de faunistique écologique ont surtout été nombreux dans les régions nordiques où la faune post-glaciaire bénéficiait d'une systématique déjà élaborée (HAMMER, KROGERUS, VAN DER DRIFT, AGRELL, WEISS, FOGH). La somme de données auto-écologiques apportées par ces travaux est considérable, mais l'aspect biocénotique manque souvent de rigueur, ce que reconnaissent d'ailleurs certains auteurs pour qui il est indispensable dans l'avenir de tenir compte de la microtopographie ou des microhabitats du milieu édaphique (HAARLOV, 1960). Dans les années 50, sous l'impulsion de GISIN, une démarche plus objective s'est manifestée conduisant à la mise en évidence statistique de structures biocénotiques sans référence au milieu, si ce n'est *a posteriori,* pouvant certes correspondre parfois aux unités phytosociologiques, mais ayant bien souvent leur logique propre et des répartitions non inféodées aux groupement végétaux. C'est cette démarche qui nous a guidé de 1952 à 1957 dans notre analyse des peuplements collembologiques des Pyrénées-Centrales (CASSAGNAU, 1961). L'avènement en écologie édaphique des méthodes statistiques modernes, en particulier l'analyse factorielle des correspondances introduites par BONNET à propos des Thécamoebiens du sol (1966) devait confirmer l'intérêt de cette tentative (SALEM *in* BENZECRI, 1973). C'est d'ailleurs ce type d'analyse qui s'est généralisé depuis quelques années (BONNET, CASSAGNAU, TRAVÉ, 1975; BONNET, CASSAGNAU, DEHARVENG, 1976; GERS et IZARRA, 1983; PONGE, 1980; PRAT et MASSOUD, 1980; POZO, 1986).

Il ressort de la plupart des travaux, que les Collemboles, loin de se répartir de façon homogène dans le milieu édaphique, vont se regrouper en associations plus ou moins étroites, les *synusies* des écologistes, disposées en taches de peuplement déterminées par le jeu combiné des facteurs

mésologiques, la synécologie du groupe étant bien entendu le reflet de l'auto-écologie de chacun des constituants.

A titre d'exemple, nous donnerons ci-dessous la structure hiérarchisée des groupements collembologiques du massif du Néouvielle, dans les Pyrénées Centrales, où nous avions reconnu 17 synusies différentes dont les espèces caractéristiques soulignaient la sténotopie et que reliaient des espèces fondamentales plus eurytopes caractéristiques de groupes de synusies. La figure 2 montre la répartition spatiale de certaines d'entre elles sur les éboulis fixés des rives du Lac d'Orédon (1.850 m d'altitude) soit en soulane à *Pinus silvestris* et *Arbustus uva ursi* (rive Nord), soit en ombrée en Rhodopineraie subalpine (rive Sud).

I. SYNUSIES à *Folsomia quadrioculata* CONSTANTE :

a) SYNUSIES à *Isotomiella minor* CONSTANTE

— Synusies à *Onychiurus armatus* constante

. Espèce caractéristique, *Oncopodura meridionalis*. 1
. E. c., *Pseudosinella alba*. 2
. E. c., *Triacanthella proxima, Protachorutes pyrenaeus*. 3
. E. c., *Folsomia pyrenaea*. 4

— Synusies où *Onychiuris armatus* n'est qu'accessoire ou accidentelle

. E. c., *Pseudanurophorus binoculatus*. 5
. E. c., *Anurophorus oredonensis*. 6

b) SYNUSIES oú *Isotomiella minor* n'est qu'ACCESSOIRE, ACCIDENTELLE OU ABSENTE

— *Isotomiella minor* présente

. E. c., *Pseudachorudina bougisi*. 8
. E. c., *Cryptopygus thermophilus, Sphaeridia pumilis*. 9
. E. c., *Hypogastrura vernalis, Tetracanthella arctica*. 10.
. E. c., *Friesea albida, Proisotoma palustris*. 11

— *Isotomiella minor* absente

. E. c., *Schaefferia emucronata*. 7
. E. c., *Isotoma fennica*. 12

II. SYNUSIES où *Folsomia quadrioculata* n'est qu'ACCESSOIRE, ACCIDENTELLE OU ABSENTE :

a) *Folsomia quadrioculata* présente

. E. c., *Isotomurus palustris*. 13
. E. c., *Anurophorus oredonensis*. 14
. E. c., *Xenylla biroi, Tetracanthella pseudomontana*. 15

b) *Folsomia quadrioculata* absente

. E. c., *Pseudisotoma monochaeta*. 16
. E. c., *Uzelia setifera, Anurophorus clavipilus*. 17

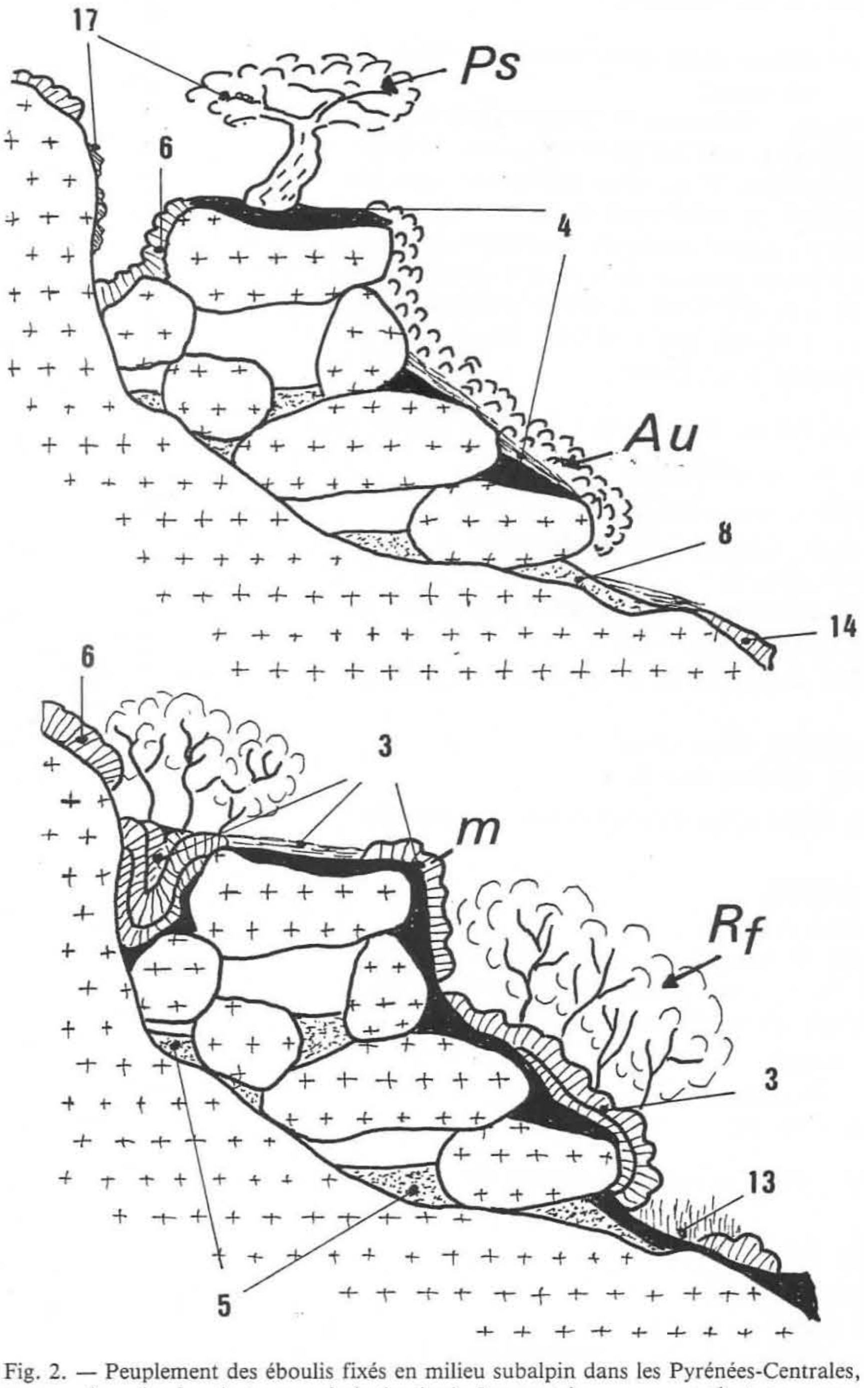


Fig. 2. — Peuplement des éboulis fixés en milieu subalpin dans les Pyrénées-Centrales, en soulane (en haut) et en ombrée (en bas). Les numéros correspondent aux synusies citées dans la texte.

(Au, *Arbutus uva-ursi*; m, mousse; Ps, *Pinus silvestris*; Rf, *Rhododendron ferrugineum*) (d'après Cassagnau, 1961).

Que ce soit au niveau des associations mises en évidences par des techniques statistiques objectives, ou au niveau des espèces considérées séparément, les principaux facteurs entrant en jeu peuvent être classés en trois catégories qui s'interpénètrent, bien entendu.

1 — Les facteurs abiotiques globaux

— *L'altitude :* c'est le plus facile à mettre en évidence et à quantifier, responsable de l'étagement des espèces et des synusies dans toute étude menée en région montagneuse (Handschin, 1924; Nosek, 1967; Cassagnau, 1961). Pour une même espèce, les limites peuvent varier de façon considérable de massif à massif, et même de vallée à vallée, compte tenu de la latitude et de l'orientation des versants comme nous le verrons ci-dessous.

— *La topographie :* à altitude égale, les conditions d'orientation et la hauteur des masques vont jouer un rôle capital soit directement, soit par l'intermédiaire des formations végétales. Nous avons développé ce problème dans les Pyrénées Centrales (Cassagnau, 1961) et dans la Montagne Noire où l'opposition classique entre un versant méditerranéen et un versant atlantique se traduit par la diversification des peuplements (Cassagnau, 1965 *b*) résumée dans les chiffres suivants : — 23 espèces exclusives du milieu atlantique, comme *Triacanthella perfecta*; — 18 espèces préférentielles du milieu atlantique, comme *Folsomia ksenemani*; — 29 espèces exclusives du milieu méditerranéen, comme *Folsomia penicula*; — 14 espèces préférentielles du milieu méditerranéen, comme *Xenylla maritima*; soit 84 espèces à affinités marquées sur les 112 récoltées, c'est-à-dire les 3/4.

— *La microtopographie :* la taille de la plupart des microarthropodes du sol leur permet de peupler des biotopes de volume extrêmement réduit. Le moindre accident de terrain nous ramène aux conditions du paragraphe précédent. L'analyse des peuplements muscicoles sur un rocher de deux mètres de haut dans le Massif Central (Sidobre) (Bonnet, Cassagnau et Izarra, 1970) montre par exemple que *Xenylla xavieri* a la même affinité pour le flanc sud du rocher que pour le versant méditerranéen de la Montagne Noire, alors que *Xenylla tullbergi* montre la même affinité pour le flanc nord du rocher et pour le versant atlantique de la Montagne Noire.

— *La couverture végétale :* son rôle est prépondérant dans la plupart des régions. Il est bien mis en relief par l'analyse des correspondances (Bonnet, Cassagnau, Deharveng, 1976; Gers et Izarra, 1983; Pozo, 1986).

L'opposition entre milieux ouverts et milieux forestiers est à la base de l'écologie des Collemboles, les premiers caractérisés par les genres

comme *Isotomodes, Cryptopygus, Tullbergia, Metaphorura,* les seconds abritant souvent dans nos régions les *Hypogastruridae* et les *Isotomidae* mésophiles, les *Pseudosinella,* les *Tomocerus,* les *Pseudachorutinae* et les *Neanurinae.*

2 — Les facteurs bioclimatiques fondamentaux : température et humidité

Les facteurs globaux rapidement évoqués ci-dessus sont en fait responsables des conditions microbioclimatiques dans lesquelles sont placés les organismes. L'écologie de la répartition se ramène presque toujours en fait au problème des exigences des espèces vis-à-vis de la température et de l'humidité. Les études écologiques de terrain font le plus souvent référence à des échelles continues des biotopes les plus froids (milieu arctique, névés de montagne) aux plus chauds (rochers ensoleillés des régions méditerranéennes), des plus secs (steppes, déserts) aux plus humides (tourbières, bord des eaux), en passant par toute la gamme des milieux tamponnés mésophiles (humus forestier des régions tempérées par exemple). Nous avons montré en fait qu'à côté des formes réellement sténotopes comme les cryophiles *(Isotoma saltans, Triacanthella frigida)* la capacité des espèces à peupler des milieux extrêmes était plus liée au pouvoir global de résistance, aussi bien à la sécheresse qu'à l'inondation, au gel qu'à la forte chaleur, donc à des potentialités physiologiques de type eurytope. Les Anurophorinae considérés classiquement comme xérophiles *(Anurophurus, Uzelia, Tetracanthella)* et les *Xenylla* en sont le meilleur exemple.

3 — Les facteurs édaphiques

Ils sont plus difficiles à mettre en évidence et semblent avoir moins d'impact sur la distribution des espèces que les précédents. Dans certains cas favorables a été mis en évidence le rôle de la structure et de la texture du sol, du type pédologique, du rapport C/N, du *p*H [: *Mesaphorura yosii, Willemia anophthalma* étant stimulés par l'acidification du milieu alors que *Isotoma notabilis* voit ses effectifs se réduire dans les mêmes conditions (Hagvar, 1984; Pozo, 1986)] même si en gros les facteurs chimiques ne semblent pas jouer un rôle de premier plan (Hagvar, 1984).

PLACE DES COLLEMBOLES DANS LA CHAÎNE TROPHIQUE

La grande majorité des Collemboles ont un régime détritivore. Les analyses des contenus intestinaux se sont multipliées ces dernières années, et la plupart d'entre elles montrent une inféodation peu stricte à tel ou

tel type de nourriture : parenchymes végétaux frais, hyphes et spores de Champignons, matière organique décomposée, fragments minéraux, Algues filamenteuses... En élevage, un grand nombre d'aliments sont en fait acceptés par les Poduromorphes et les Isotomidae. Les Symphypléones épigés semblent être plus attirés par les végétaux frais et les pollens. Les Isotomidae des mousses humides consomment des Diatomées dont on retrouve les squelettes dans le tube digestif. Quant à la consommation de bactéries, elle est probable, mais difficile à démontrer. Si la plupart des espèces peuvent se nourrir de cadavres de groupes variés, par contre peu se montrent franchement prédatrices. Le cas le plus curieux est celui des *Cephalotoma* à mandibules dissymétriques (fig. 3) (CASSAGNAU, 1972). Les *Friesea* se nourrissent de Tardigrades, Protoures, Rotifères, Nématodes ou d'œufs de Poduromorphes dans les élevages. Chez les Neanuridae à pièces buccales en stylets, l'absorption de nourriture se fait sous forme liquide, vraisemblablement après digestion extra-orale favorisée par l'hypertrophie et la polyténisation des glandes salivaires. Mais il est difficile de savoir quels sont les éléments nutritifs ainsi ingérés à partir de l'eau pelliculaire où les individus aspirent leur nourriture (bactéries, Ciliés, ...). Les Collemboles à leur tour sont la proie des prédateurs au sein de la biocénose édaphique. Si les Poduromorphes sont en général évités peut-être à cause de la toxicité de leur milieu interne, les Isotomidae paient eux un lourd tribut aux Acariens Gamasides, Bdellidae, aux Chernètes, Microaranéides, Chilopodes, Coléoptères Trechidae, Staphylinidae, Pselaphidae. Les Entomobryomorphes subépigés de plus grande taille servent souvent de nourriture à ces mêmes groupes et aux Fourmis : *Tomocerus* et *Orchesella* dans nos régions. Les Dacetinae sont célèbres à cet égard, chassant activement les *Dicranocentrus* en Afrique orientale. Des prédateurs de plus grande taille, peuvent parfois s'attaquer aux Collemboles épigés, essentiellement Entomobryens et Symphypléones, comme les Sauriens de la forêt guyannaise (GASC, BETSCH et MASSOUD, 1983).

Quant aux parasites des Collemboles, ils ont été signalés dans la plupart des groupes et appartiennent essentiellement aux virus, bactéries, Champignons, Grégarines, Coccidies, Microsporidies, Hélicosporidies. Si la présence de Grégarines ne semble pas entraîner de régression nette des populations infestées, les Hélicosporidies par contre peuvent entraîner rapidement la disparition de nombreuses espèces, en particulier en élevage (*Isotoma tigrina, Isotomurus palustris*). Une revue des parasites a été donnée récemment par PURRINI (1983).

RÔLE DES COLLEMBOLES DANS LA PÉDOGENÈSE

La biomasse animale ne représente guère dans les sols que 1,6 pour 100 de la matière organique (soit 25 pour 100 de l'édaphon total, DUNGER,

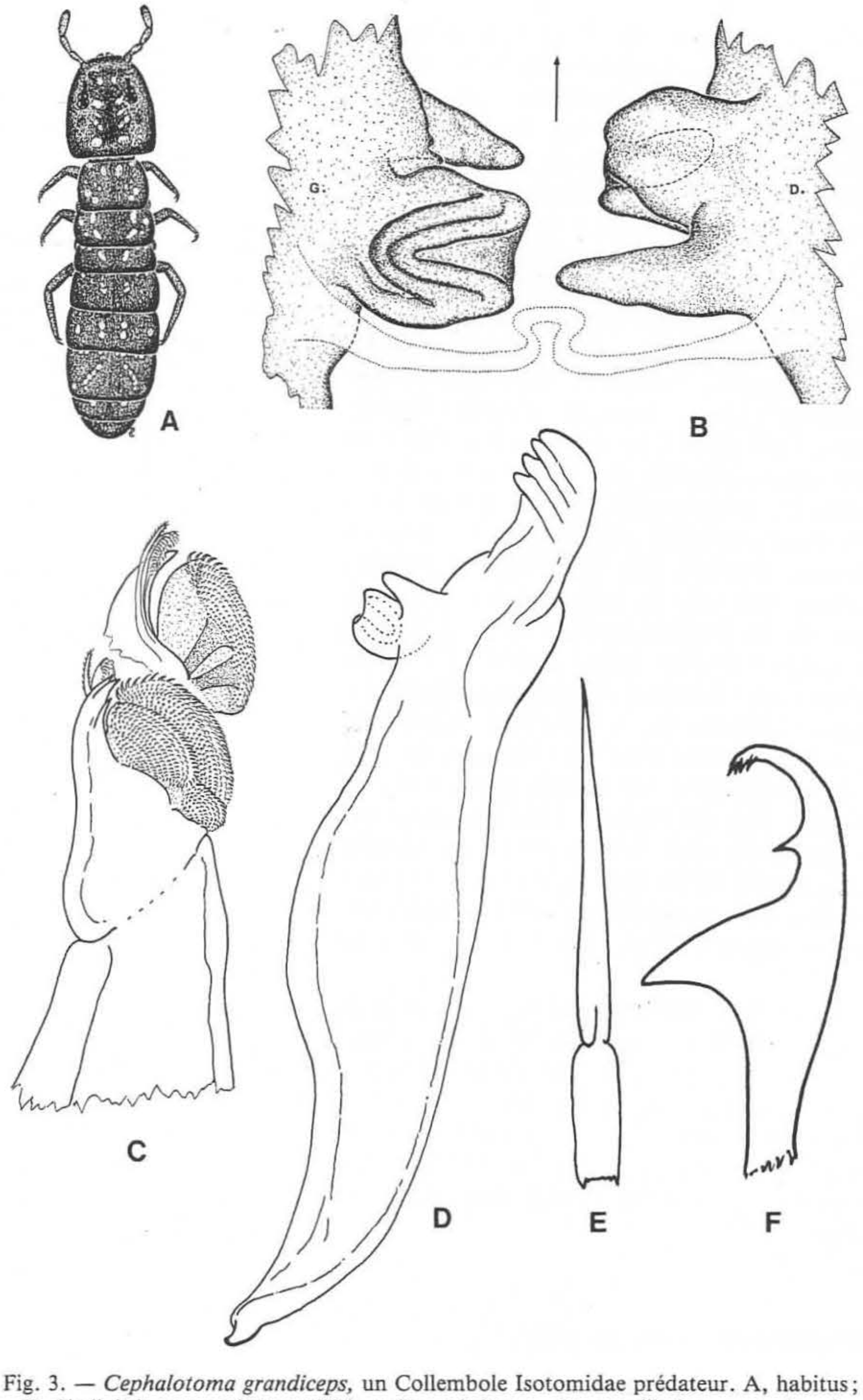


Fig. 3. — *Cephalotoma grandiceps,* un Collembole Isotomidae prédateur. A, habitus; B, détail de la *pars molaris* modifiée et dissymétrique sur les mandibules, en vue dorsale; C, *capitulum* maxillaire; D, mandibule gauche en vue ventrale (d'après CASSAGNAU, 1972); E, F, *capitulum* maxillaire et apex de la mandibule chez un Neanurinae suceur.

1984) et les Collemboles, de par leur très petite taille, ne comptent que pour 2 à 10 pour 100 environ, suivant les biotopes, au sein de cette biomasse animale (PETERSEN et LUXTON, 1982).

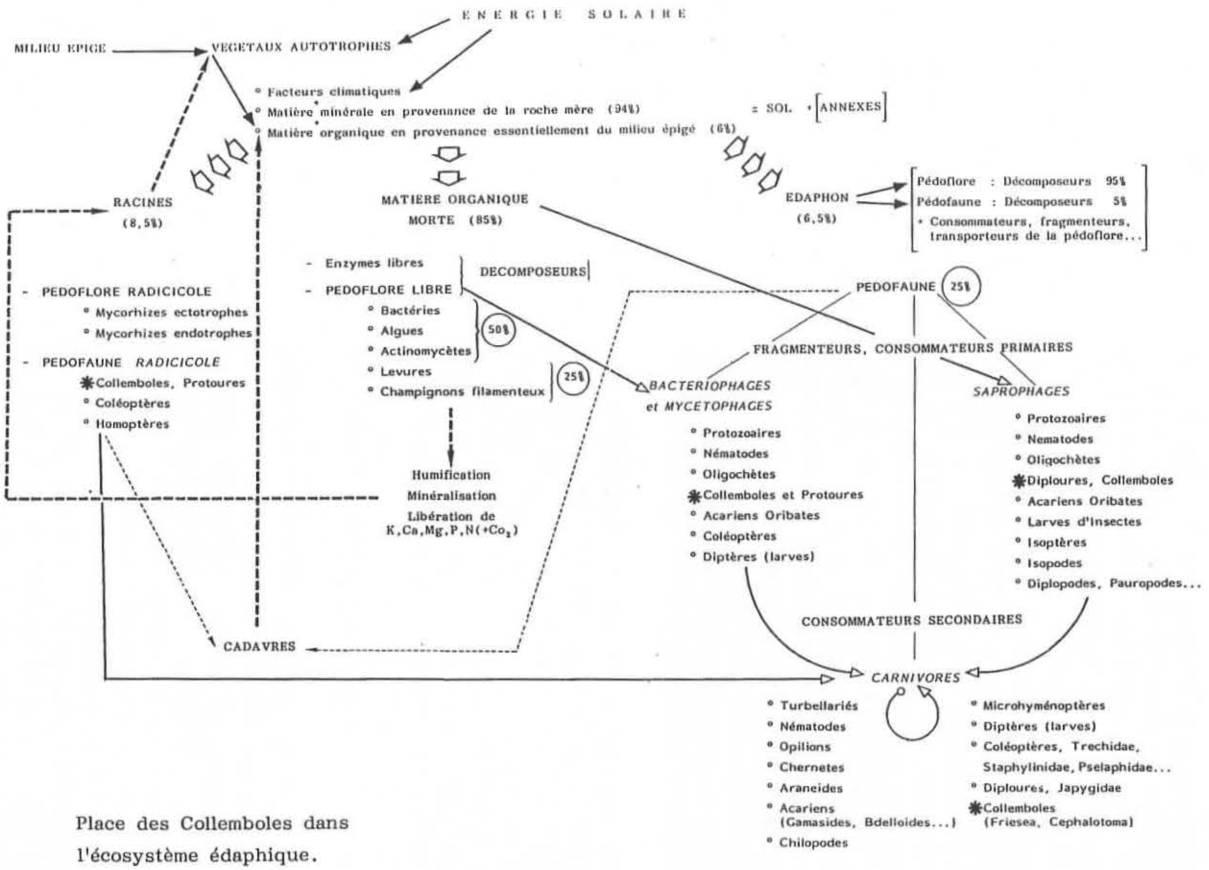
Les différents auteurs s'accordent à ne réserver qu'un rôle assez faible dans les processus de décomposition directe (1 à 10 pour 100, DUNGER, 1986; 5 pour 100, PETERSEN et LUXTON, 1982) aux seules espèces capables de s'attaquer aux polysaccharides des structures végétales, les Collemboles n'intervenant que de façon négligeable.

Par contre le régime détritivore, mycophage ou bactériophage de la plupart des espèces laisse à penser qu'ils jouent un rôle efficace en tant que fragmenteurs secondaires en réduisant progressivement la taille des éléments organiques, soit directement, soit par l'intermédiaire des déjections des fragmenteurs primaires de grande taille dans les humus coprogènes (Isopodes, Diplopodes, Ptérygotes larvaires...). Ils favorisent ainsi la structure poreuse du sol et son éventuel drainage, mais aussi l'action des microorganismes et des enzymes par accroissement de la surface d'attaque et migration au sein de l'écosystème des agents les plus actifs (VANNIER et KILBERTUS, 1979). Ils peuvent aussi jouer un rôle efficace dans la limitation des populations bactériennes ou fungiques, le piégeage et la remise en circulation d'éléments minéraux à partir du tube digestif (HUMBERT, 1979).

Mais les données sont ici très fragmentaires et souvent contradictoires, ce qui n'a rien d'étonnant quand on songe à la complexité des processus mis en jeu et au nombre d'espèces différentes impliquées, dont nous ne connaissons rien du point de vue biologique. Les auteurs les plus prudents leur attribuent un rôle « catalytique », le peu de précision de ce terme masquant essentiellement l'ignorance que nous avons de leur impact réel, ce qui sans nul doute explique l'absence de la pédofaune dans la plupart des traités de pédologie classique.

Voir p. 54, le tableau résumant la place des Collemboles dans l'écosystème édaphique.

Même s'il n'est pas négligeable, le rôle des Collemboles dans la pédogenèse a été quelque peu exagéré ces dernières années, ce à des fins diverses, l'état actuel de nos connaissances ne nous permettant guère de dépasser le stade des modèles hypothétiques. Les affirmations un peu rapides de certains auteurs se heurtent à un certain nombre de réalités incontournables dont la moindre n'est pas la banale constatation des densités maximales observées dans les humus à décomposition lente (toundra, forêts tempérées, rankers de montagne...), opposées à la raréfaction des formes interstitielles dans des milieux à minéralisation rapide (forêts tropicales en particulier) (PETERSEN et LUXTON, 1982). La relation directe de cause à effet entre l'activité des microarthropodes et la dégradation de la matière organique est encore loin d'être démontrée.



Place des Collemboles dans
l'écosystème édaphique.

CONSÉQUENCES DES INTERVENTIONS HUMAINES SUR LES POPULATIONS

1 — Transformation du couvert végétal

Nous avons souligné plus haut l'importance du couvert végétal sur la répartition spatiale des espèces en rapport avec l'insolation relative des couches superficielles. Le caractère forestier ou découvert des biotopes est en fait à la base de la différenciation la plus spectaculaire des peuplements. Il en résulte que tout changement brusque dans le recouvrement végétal entraînera une rupture de l'équilibre biocénotique des populations (Bonnet, Cassagnau, Deharveng, 1976, 1979; Gers et Izarra, 1983).

a) *Influence du déboisement.* L'étude des saignées pratiquées dans les forêts pyrénéennes en vue de l'installation de pylones de lignes électriques ou de télésièges pour le ski nous a révélé un effet rapide, il est vrai nuancé selon les stations, mais toujours facile à mettre en évidence par l'Analyse des Correspondances. A la station de ski du Piau d'Engaly par exemple, 50 espèces ont été recensées 4 ans après l'ouverture des saignées. L'étude a porté sur 6 parcelles différentes : Bois Est, Bois Ouest, parcelle Est de la saignée, parcelle Ouest de la saignée, prairie au-dessous de la saignée (1.650 m), prairie au-dessus de la saignée (1.850 m). Les principales conclusions de cette étude sont résumées ci-dessous : le peuplement de la saignée apparaît comme : — Un peuplement dominé quantitativement par les ubiquistes; 5 des 6 espèces les plus abondantes dans la saignée sont des espèces ubiquistes, largement répandues dans les autres milieux : *Folsomia 4-oculata, Pseudisotoma monochaeta, Isotomiella minor* (à tendances forestières), *Isotoma notabilis* (à tendance « prairie »), *Onychiurus armatus.* Il est remarquable que ces espèces soient généralement plus abondantes dans la saignée qu'ailleurs : la colonisation rapide du milieu leur a offert un champ de développement sans doute moins encombré de concurrence vitale; — Un peuplement encore très riche en espèces forestières et peu pénétré par les formes de prairie; sur les 38 espèces de la saignée, 18 sont indubitablement des espèces forestières (contre 6 seulement typiques de la prairie) : le peuplement forestier est donc loin d'avoir été décimé par le déboisement. Bien plus, certaines espèces typiquement forestières ont profité de l'établissement de la saignée où elles se trouvent souvent plus abondantes que dans leur milieu d'origine : c'est le cas de *Micranurida meridionalis,* espèce à la limite altitudinale de son peuplement, qui a bénéficié dans la saignée de conditions plus favorables à son développement; c'est aussi le cas d'*Isotomina debilis, Megalothorax minimus* et *Tullbergia callipygos* qui ont bénéficié (comme d'ailleurs l'espèce précédente) de conditions favorables à la faune euédaphique;

c'est enfin le cas de *Neanura muscorum* et *Pseudachorutes parvulus,* pour des raisons plus obscures (ce sont parmi les plus eurytopes des *Neanuridae* : le déboisement a pu les toucher moins que les autres espèces de la famille et leur fournir un champ de développement sans la concurrence de ces autres espèces...).

Enfin, un certain nombre d'espèces forestières (la majorité) ont tout de même régressé lors de l'établissement de la saignée, les nouvelles conditions écologiques du milieu ne leur permettant pas de compenser la suppression du couvert végétal. La régression de ces espèces peut être légère ou moyenne (*Protachorutes pyrenaeus, Ceratophysella armata,* etc.); elle est très forte pour quelques espèces *(Bilobella aurantiaca, Lepidocyrtus curvicollis, Sminthurinus niger)*; seulement deux espèces typiquement forestières disparaissent totalement dans la saignée : *Deutonura plena* et *Folsomia pyrenaea.*

— Un peuplement à faune eu-édaphique riche et variée; alors qu'en forêt et en prairie, les eu-édaphiques restent pauvrement représentés en espèces et souvent en individus, ils deviennent beaucoup plus nombreux dans la saignée.

Parmi les 10 espèces caractéristiques de la saignée, 6 (dont les 5 les plus abondantes) sont des formes biologiques de type eu-édaphique (au sens de Gisin, 1943 : aux yeux réduits, dépigmentation). Par comparaison, la forêt n'a que 2 eu-édaphiques pour 13 espèces caractéristiques et la prairie 1 pour 11.

— Conclusion : l'originalité du peuplement. — La saignée se présente donc à la fois comme un milieu intermédiaire entre ceux de la forêt et de la prairie (peuplement forestier appauvri et pénétré d'éléments de la prairie), comme un milieu neuf (que colonisent d'abord les espèces eurytopes) et comme un milieu original par le développement des espèces eu-édaphiques : ainsi s'explique la position à la fois intermédiaire et excentrique des espèces de la saignée par rapport à celles de la prairie et de la forêt dans l'Analyse des Correspondances.

b) *Influence d'un reboisement.* Une étude symétrique a porté sur un reboisement effectué en forêt de *Pinus silvestris* (forêt de la Matte) sur le plateau du Capcir à 1.550 m d'altitude; 47 espèces ont été dénombrées dans les 3 parcelles comparées : futaie d'origine, prairie, reboisement. Ici encore le reboisement révèle un peuplement intermédiaire entre les deux biotopes climaciques, avec le même trait dominant que dans l'étude précédente : richesse de formes ubiquistes et d'espèces de type eu-édaphique. Le peuplement du reboisement apparaît donc comme :

— Un peuplement appauvri par rapport à celui de la prairie. L'appauvrissement est cependant peu marqué puisque les deux milieux possèdent le même nombre d'espèces caractéristiques; mais si on se réfère au nombre total des espèces, la prairie en héberge 27 contre 25 dans le reboisement. Comme au Piau d'Engaly, la forêt est sans conteste le plus riche des trois milieux avec 16 espèces caractéristiques et 33 espèces au total.

— Un peuplement seulement assez enrichi en ubiquistes. Si les deux espèces les plus abondantes sont des formes assez ubiquistes *(Lepidocyrtus curvicollis* et *Isotoma notabilis),* les 5 espèces suivantes sont des formes forestières : nous n'avons pas ici l'importante domination du peuplement par les ubiquistes trouvée au Piau.

— Un peuplement dominé par les espèces forestières, mais très peu pénétré par les plus strictes. Paradoxalement, la majorité des formes forestières ne se retrouvent pas dans le reboisement : sur les 16 espèces forestières caractéristiques, 13 sont totalement absentes du reboisement. La riche faune forestière de Neanuridae ne s'est point encore établie dans le reboisement. Apparemment, seules les espèces forestières les plus eurytopes ont donc pu coloniser le reboisement où leurs populations ont pu se développer plus librement qu'en forêt (moindre pression sélective) : ces formes sont devenues plus abondantes dans le reboisement que dans leur milieu d'origine, la forêt.

— Un peuplement très régressé de formes de prairie. Les Collemboles de la prairie ont été fortement touchés lors du reboisement. Parmi les caractéristiques du reboisement, une seule espèce *(Isotomodes productus)* est une forme de la prairie.

— Un peuplement à riche faune eu-édaphique. Sur les 25 espèces présentes dans le reboisement, 10 sont des eu-édaphiques. Si l'on considère les 13 espèces caractéristiques, nous rencontrons 7 eu-édaphiques.

— Un peuplement à faune hémi-édaphique régressée; 4 hémi-édaphiques sur les 13 caractéristiques du reboisement, contre 7 sur 13 pour la prairie et 11 sur 16 pour la forêt : comme au Piau d'Engaly, les formes hémi-édaphiques ont fortement diminué dans le milieu perturbé par l'homme.

2 — Influence du travail du sol

La mise en culture et le travail régulier du sol détruisent totalement la stratification naturelle des biotopes de type climacique et conduisent à des types de milieu dégradé très variables suivant l'utilisation ultérieure qui en est faite, la nouvelle couverture végétale assurant une protection plus ou moins efficace suivant la hauteur et la densité de ses constituants. On peut donc distinguer d'une part l'impact perturbateur dû à la destruction des structures édaphiques, en particulier l'enfouissement constant de la matière organique et l'homogénéisation du milieu, d'autre part, l'instabilité bioclimatique introduite par des types variés de couvertures végétales, en général non permanentes. Le résultat est toujours un appauvrissement considérable de la densité et de la diversité spécifique des populations : seules se maintiennent des espèces peu spécialisées *(Hypogastrura (C.) denticulata, Brachystomella parvula, Tullbergia krausbaueri, Cryptopygus thermophilus, Isotoma notabilis, Folsomia candida, Folsomia quadrioculata, Lepidocyrtus lanuginosus, Sminthurinus elegans, Sphaeridia pumilis...)* dont les fluctuations sont souvent difficilement interpré-

tables. La densité et le nombre d'espèces semblent diminuer en fonction de l'importance du remaniement et de la profondeur atteinte par le labour (GERS, 1982). Seules persistent en général les espèces eu-édaphiques comme *Tullbergia krausbaueri*. Quant à l'utilisation pratique de ces espèces en vue d'établir une relation entre les peuplements rencontrés et la fertilité des sols cultivés, nous ne pouvons que souscrire aux conclusions prudentes que GISIN (1955) tire des résultats quelque peu décevants de ses propres études. Le problème ne paraît guère avoir évolué dans les 30 dernières années.

Une mention spéciale doit être faite de milieux cultivés artificiels créés par l'homme, mais dont l'évolution échappe au schéma précédent : les sols des jardins et des parcs. Malgré les perturbations ayant détruit les structures naturelles, ils se composent en général d'un grand nombre d'habitats différents et sont caractérisés par la relative stabilité des biotopes, souvent subforestiers, favorisés par une irrigation artificielle et enrichis en espèces édaphiques par l'introduction de plants extérieurs. Il en résulte la plupart du temps une diversité spécifique considérable, ainsi que des densités très fortes, même chez des espèces qui ne sont manifestement pas dans leur biotope d'origine (CASSAGNAU, 1962; CASSAGNAU et ROUQUET, 1962) : *Vitronura giselae* et *Paranurophorus simplex* des jardins d'Europe ont une origine asiatique incontestable. Le biologiste peut y trouver un matériel de choix facilement accessible et inépuisable. Nous avons maintes fois bénéficié nous-même de telles occasions.

3 — INFLUENCE DES PESTICIDES

L'impact de l'introduction des herbicides et des insecticides dans les écosystèmes naturels intéresse particulièrement l'écologie appliquée, ce qui explique la multiplication des travaux en ce domaine depuis quelques années. Il est cependant très difficile de se faire une idée générale du problème tant les résultats sont contradictoires, ceci du fait de la diversité des produits testés et de leur dose, et de la difficulté à suivre les effets à long terme sur la dynamique des populations dans la nature (voir à ce sujet la revue qu'en donnent FRATELLO et coll., 1986). L'étude en laboratoire est une approche plus sûre, mais là encore elle ne touche qu'un très petit nombre d'espèces, dont la plus utilisée est incontestablement *Folsomia candida* beaucoup plus inféodée aux milieux rudéraux qu'aux peuplements naturels! (DENAYER et coll., 1983; GRÉGOIRE-WIBO, 1978; BUTCHER, KIRKNEL, ZABIK, 1969; BUTCHER et SNIDER, 1975; THOMPSON et GORE, 1972...). Il semble toutefois que quelques conclusions puissent se dégager de la masse des données ainsi accumulées. Les effets les plus sévères sont obtenus avec des insecticides chlorés (alors que les organophosphates ont des résultats plus variables). Le lindane apparaît comme le plus actif à court terme, bien que les résultats acquis par GRÉGOIRE-WIBO (1983) posent quelques problèmes, alors que le DDT

semble n'avoir pas d'effet néfaste, même à forte dose, sur les Collemboles, capables d'ailleurs de le métaboliser en DDE non toxique (Butcher et coll., 1969). L'utilisation d'un organo-phosphoré par Grégoire-Wibo, 1973, le Leybacid, révèle une sensibilité nette des Isotomides comme *Isotoma notabilis* et *Folsomia quadrioculata* à ce produit. Les travaux de Prasse (1975) et Eijsakers (1975) sur l'action de divers herbicides sur les populations de Collemboles soulignent encore la variété des réponses enregistrées et l'impossibilité de tirer des conclusions généralisables. Il est aussi nécessaire de replacer le problème dans son cadre biocénotique, le produit testé agissant sur un « pool » d'espèces ayant entre elles des rapports de compétition, voire de prédation, qui ne font que compliquer les choses. Il en résulte souvent un effet positif artificiel, se traduisant par l'augmentation des populations de Collemboles dès l'instant où les prédateurs apparaissent plus sensibles à la toxicité du produit que leur proie (Edwards, 1969). Il ne nous est pas possible dans le cadre de cette revue générale de la biologie des Collemboles, d'étendre la discussion sur ce sujet; le lecteur peut se référer éventuellement au travail de Butcher, Snider et Snider, 1972 pour de plus amples développements.

4 — Action du feu

La plupart des auteurs s'accordent à reconnaître que le passage du feu, s'il a bien entendu un effet destructeur spectaculaire au niveau de la couverture végétale, a peu d'incidence immédiate sur le peuplement édaphique (Izarra, 1977); par exemple en savane sèche, le front de flamme se déplace trop rapidement pour provoquer l'échauffement du sol : pour une température de 300° C au sommet des herbes, l'écart thermique est imperceptible à – 10 cm au niveau du sol (Athias, Josens, Lavelle, 1975). L'étude expérimentale d'un feu de litière de chêne réalisée en laboratoire (Vannier, 1978) aboutit pratiquement aux mêmes conclusions pour l'ensemble des Collemboles, avec cependant une légère baisse des effectifs de Symphypléones. Par contre, il ne fait pas de doute qu'à long terme la perturbation de l'écosystème va se répercuter sur l'évolution des populations. Le feu a comme conséquence essentielle la disparition totale ou partielle de la couverture végétale, la destruction de la matière organique en surface, le bouleversement consécutif de l'équilibre hydrothermique des strates superficielles. Nous sommes ramenés à des conditions assez proches de celles évoquées dans le paragraphe relatif à l'impact du déboisement. Mais nous manquons de données précises, en particulier sur l'aspect qualitatif des transformations des populations. Les données de Prabhoo, 1986, relatives à la comparaison de deux parcelles forestières dans l'état de Kerala (Inde du Sud), l'une soumise régulièrement au feu depuis 25 ans, l'autre épargnée, montre des différences significatives dans leur peuplement. Cet auteur définit ainsi 20 espèces

tolérantes au feu opposées à 13 intolérantes, mais il est possible que d'autres déterminismes mésologiques non identifiés ici puissent jouer aussi dans la diversification de ces parcelles.

5 — Action du tassement des horizons superficiels

L'expérience de piétinement contrôlé du sol en forêt périurbaine menée par Massoud, Betsch et Thibaud (1984) montre, comme il fallait s'y attendre, une baisse immédiate des effectifs de Collemboles, encore que certaines espèces soient parfois curieusement stimulées par le piétinement *(Xenylla tullbergi, Sminthurinus signatus)*. Mais les possibilités de recolonisation latérale n'ont pas été analysées dans ce travail.

CONCLUSIONS

Le caractère quelque peu artificiel des regroupements taxinomiques fondés sur un petit nombre de caractères plésiomorphes a été souvent évoqué. En ce sens les termes d'Hexapodes ou d'Insectes ne doivent pas nous masquer l'hétérogénéité manifeste des Trachéates inférieurs, au sein desquels les Collemboles apparaissent comme une sous-classe à la fois remarquablement homogène quant à l'architecture d'un idiomorphon conservateur déjà réalisé au Dévonien, mais aussi très largement diversifiée dans la nature actuelle, tant au niveau des processus d'une spéciation de type parfois « explosive », que des stratégies adaptatives favorisées par une extraordinaire souplesse des métabolismes face aux exigences de l'environnement.

A cet égard, si l'ancienneté et la stabilité des caractères fondamentaux (dont le tube ventral par exemple est la meilleure illustration) justifient le qualificatif de « panchronique » souvent utilisé pour ce groupe, le terme de « fossiles vivants » nous paraît totalement inadéquat dans la mesure où il implique une stagnation continue des structures en complète contradiction avec la richesse des radiations adaptatives et l'ampleur de l'éventail écologique des formes actuelles.

Il serait d'autre part assez stérile de vouloir ici évaluer les pourcentages d'archaïsmes ou d'innovations que révèlent les caractères morphologiques, anatomiques ou biologiques pour quantifier les « distances » séparant les Collemboles des autres Trachéates, en amont, en aval ou à côté de tel ou tel taxon.

Mais nous insisterons pour conclure sur un point qui se dégage de ce rapide tour d'horizon : le grand nombre de traits originaux qui font des Collemboles ni tout à fait des Insectes, ni tout à fait autre chose, et qu'avait déjà perçus Lemoine il y a plus d'un siècle quand il écrivait : « Nous croyons pouvoir conclure que les Podurelles offrent des carac-

tères si différents de ceux des insectes ordinaires, qu'elles constituent un groupe tout à fait spécial, sans doute plus voisin des insectes, mais offrant des affinités incontestables avec les autres arthropodes » (1883).

BIBLIOGRAPHIE (*)

AGRELL (I.), 1941. — Zur Ökologie der Collembolen. *Opusc. Entom., Suppl. 3,* 1-236.

ARTEMJEVA (T. I.) & GATILOVA (F. G.), 1975. — Soil microfauna changes under the influence of various fertilizers. *In: Progress in Soil Zoology,* VANEK, éd., Prague, 463-468.

ATHIAS (F.), JOSENS (G.) & LAVELLE (P.), 1975. — Influence du feu de brousse annuel sur le peuplement endogé de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *In: Progress in Soil Zoology,* VANEK, éd., Prague, 389-397.

BARRA (J. A.), 1973. — Données morphologiques et ultrastructurales sur le développement, la mue et les photorécepteurs des Collemboles cavernicoles. Thèse Université, L. Pasteur, Strasbourg, 1-155.

BARRA (J. A.), 1975. — Le développement post-embryonnaire de *Pseudosinella decipiens* et *P. impediens.* 1. Études morphologique et chaetotaxique (Collemboles). *Annls Spéléo.,* **30,** 173-186.

BARRA (J. A.), 1977. — La mue chez les Collemboles entomobryens (Apterygota) : ultrastructure et particularités. *Int. J. Insect. Morphol. Embryol.,* **6,** 201-219.

BARRA (J. A) & POINSOT-BALAGUER (N.), 1983. — Mise en évidence d'un complexe hygrophile dans les canaux transcuticulaires, chez *Folsomides angularis* en anhydrobiose. *Pedobiologia,* **25,** 279-286.

BEDOS (A.) & CASSAGNAU (P.), 1986. — Facteurs génétiques et épigénétiques de l'écomorphose rémanente chez *Hypogastrura boldorii* (Collemboles). *Proc. 2nd Int. Semin. Aptery. Siena,* 187-191.

BETSCH (J. M.), 1980. — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Apterygotes). *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.,* **A, 116,** 3-227.

BETSCH (J. M.), BETSCH-PINOT (M. C.) & VANNIER (G.), 1980. — La conquête du milieu aérien par les Insectes : le groupe pionnier des Collemboles Symphypléones, résultante de multiples adaptations biologiques. *In: Recherches d'Écologie théorique. Les stratégies adaptatives.* Maloine, édit., Paris, 77-88.

BLOCK (W.) & SØMME (L.), 1982. — Studies of Arthropod cold hardiness. *Br. antarct. Surv. Bull.,* **53,** 265-266.

BONNET (L.), 1966. — Le peuplement thécamœbien des sols du Gabon. *Biol. gabonica,* **2-3,** 183-214.

BONNET (L.), CASSAGNAU (P.) & DEHARVENG (L.), 1976. — Un exemple de rupture de l'équilibre biocénotique par déboisement : les peuplements de Collemboles édaphiques du Piau d'Engaly (H.-P.). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **13,** 337-351.

BONNET (L.), CASSAGNAU (P.) & DEHARVENG (L.), 1979. — Recherche d'une méthodologie dans l'analyse de la rupture des équilibres biocénotiques : applications aux Collemboles édaphiques des Pyrénées. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **16,** 373-401.

BONNET (L.), CASSAGNAU (P.) & IZARRA (D. C. DE), 1970. — Étude écologique des Collemboles muscicoles du Sidobre (Tarn). II. Modèle mathématique de la distribution des espèces sur un rocher. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **106,** 127-145.

(*) Références citées dans le texte et travaux systématiques importants.

BONNET (L.), CASSAGNAU (P.) & TRAVE (J.), 1975. — L'écologie des Arthropodes muscicoles à la lumière de l'Analyse des Correspondances : Collemboles et Oribates du Sidobre (Tarn). *Œcologia,* **21**, 359-373.

BOURGEOIS (A.), 1982. — L'épitoquie chez les Collemboles Hypogastruridae : *Ceratophysella bengtssoni. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **117**, 196-202.

BOURGEOIS (A.) & CASSAGNAUX (P.), 1973. — Les perturbations morphogénétiques de type épitoque chez les Collemboles Hypogastruridae. *C. R. Acad. Sc.,* **277**, 1197-1200.

BRETFELD (G.), 1977. — Der Zyklus von Haütung, Paarung une Eiablage bei den Weibchen von *Heterosminthurus insignis* (REUTER, 1876) (Collembola, Symphypleona). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **14**, 1-13.

BURN (A. J.), 1981. — Effects of temperature on the feeding activity of *Cryptopygus antarcticus* Coll. *Écosyst. Subantarct.,* **51**, 209-216.

BUTCHER (J. W.), KIRKNEL (E.) & ZABIK (M.), 1969. — Conversion of DDT to DDE by *Folsomia candida* (Willem). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **6**, 291-298.

BUTCHER (J. W.), SNIDER (R.) & SNIDER (R. J.), 1971. — Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. *Annual Rev. Entom.,* **16**, 249-288.

CASSAGNAU (P.), 1961. — *Écologie du sol dans les Pyrénées Centrales. Les biocénoses de Collemboles.* HERMAN, éd., Paris, 1-235.

CASSAGNAU (P.), 1962. — Faune française des Collemboles. XII. Les Collemboles des jardins de Toulouse. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **97**, 226-232.

CASSAGNAU (P.), 1965 *a*. — Écologie et Biologie des Collemboles Symphypléones épigés de la Haute Vallée d'Aure (H.-P.). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **1**, 451-500.

CASSAGNAU (P.), 1965 *b*. — Écologie édaphique de la Montagne Noire, basée sur les biocénoses de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **2**, 339-375.

CASSAGNAU (P.), 1966. — Présence de Chromosomes géants dans les glandes salivaires des *Neanura* (Collemboles suceurs). *C. R. Acad. Sc., Paris,* **262**, 168-170.

CASSAGNAU (P.), 1971 *a*. — La phylogénie des Collemboles à la lumière des structures endocrines rétro-cérébrales. *1er Symp. Intern. Zoophyl. Salamanque,* 333-349.

CASSAGNAU (P.), 1971 *b*. — Le spermatophore des Collemboles Neanuridae. *Rev. Écol. Biol. Sol.* **8**, 609-616.

CASSAGNAU (P.), 1971 *a*. — Biologie de *Bilobella grassei* (Denis) dans la région toulousaine (Collembole, Neanuridae). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **107**, 279-294.

CASSAGNAU (P.), 1972 *a*. — Parthénogenèse géographique et polyploïdie chez *Neanura muscorum* (Templ.), Collembole Neanuridae. *C. R. Acad. Sc., Paris,* **274**, 1846-1848.

CASSAGNAU (P.), 1972 *b*. — Un Collembole adapté à la prédation : *Cephalotoma grandiceps* (Reuter). *Nouv. Rev. Ent.,* **2**, 5-12.

CASSAGNAU (P.), 1973. — La notion de niche écologique et de niveaux écologiques hiérarchisés chez les Arthropodes édaphiques. *Annls Soc. r. Zool. Bel.,* **103**, 119-133.

CASSAGNAU (P.), 1974. — Les chromosomes polytènes de *Neanura monticola* Cass. (Collembole) : I. Polymorphisme écologique du chromosome X. *Chromosoma,* **46**, 343-363.

CASSAGNAU (P.), 1977. — La variabilité des chromosomes polytènes chez *Bilobella aurantiaca* Caroli (Collembole Neanuridae) et ses rapports avec la biogéographie et l'écologie de l'espèce. *Arch. Zool. exp. gén.,* **117**, 511-577.

CASSAGNAU (P.), 1979. — Les Collemboles Neanuridae des pays dinaro-balkaniques : leur intérêt phylogénétique et biogéographique. 1er Symp. intern. Zoogéo. Écol. Grèce et régions avoisinantes, Athènes, 1978. Biol. gallo-hellenica, **8**, 185-204.

CASSAGNAU (P.), 1980 *a*. — Nouveaux critères pour un redécoupage phylogénétique des Collemboles Neanuridae (s. MASSOUD, 1967). *Proc. 1st Intern. Semin. Aptery. Siena,* 115-132.

CASSAGNAU (P.), 1980 *b*. — Le genre *Assamanura* n. g. (Collemboles) du nord-est de l'Inde et la lignée uchidanurienne. *Trav. Lab. Ecob. Arth. édaph. Toulouse,* **2**, 1-7.

CASSAGNAU (P.), 1981. — Les Collemboles du sol marqueurs biogéographiques dans le subcontinent indien et l'Himalaya. *Cahiers népalais, CNRS Greco,* **12**, 37-52.

CASSAGNAU (P.), 1983. — Un nouveau modèle phylogénétique chez les Collemboles Neanurinae. *Nouv. Rev. Ent.,* **13**, 3-27.

CASSAGNAU (P.), 1984. — Introduction à l'étude des Phylliomériens (Collemboles Neanurinae) : diagnoses préliminaires des espèces. *Trav. Lab. Ecob. Arth. édaph. Toulouse,* **4**, 1-30.

CASSAGNAU (P.), 1985. — Le polymorphisme des femelles d'*Hydroisotoma schaefferi* (Krausb.) : un nouveau cas d'épitoquie chez les Collemboles. *Annls Soc. ent. Fr.,* N. S., **21**, 287-296.

CASSAGNAU (P.), 1986 *a*. — Les écomorphoses des Collemboles : 1. Déviation de la morphogenèse et perturbations histophysiologiques. *Annls Soc. ent. Fr.,* N. S., **22**, 7-33.

CASSAGNAU (P.), 1986 *b*. — Les écomorphoses des Collemboles : 2. Aspects phénologiques et analyse expérimentale des déterminismes. *Annls Soc. ent. Fr.,* N. S., **22**, 313-338.

CASSAGNAU (P.), DALLAI (R.) & DEHARVENG (L.), 1980. — Le polymorphisme des chromosomes polytènes de *Lathriopyga longiseta* Caroli (Collembole Neanuridae). *Caryologie,* **32**, 461-483.

CASSAGNAU (P.), DEHARVENG (L.) & PEJA (N.), 1985. — La différenciation des caryotypes polytènes dans le genre *Bilobella* (Collemboles Neanurinae). *Génétique, Sélection, Évolution,* **17**, 1-24.

CASSAGNAU (P.) & FABRES (G.), 1968. — Contribution à l'étude des écomorphoses : III. Cycle phénologique et étude expérimentale chez deux espèces d'*Isotoma* (Collemboles Isotomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **5**, 445-491.

CASSAGNAU (P.) & JUBERTHIE (C.), 1967. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. I. Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **103**, 178-222.

CASSAGNAU (P.) & JUBERTHIE (C.), 1971. — L'évolution du système neurosécréteur chez les Insectes; l'importance des Collemboles et des autres Aptérygotes. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **8**, 59-80.

CASSAGNAU (P.) & JUBERTHIE (C.), 1983. — Neurohemal organs in Apterygota. *In: Neurohemal organs in Arthropods.* GUPTA (A. P.), éd., Springfield, USA, 281-318.

CASSAGNAU (P.) & LAUGA-REYREL (F.), 1984. — L'architecture cuticulaire des Collemboles Neanurinae : présence d'un endosquelette superficiel chez certains d'entre eux. *C. R. Acad. Sc., Paris,* **299**, 591-596.

CASSAGNAU (P.) & LAUGA-REYREL (F.), 1985. — Sur la signification adaptative de l'architecture cuticulaire chez les Collemboles Arthropléones. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **22**, 381-402.

CASSAGNAU (P.) & ROUQUET (O.), 1962. — Les Collemboles du Jardin Botanique de Toulouse. Essai de Biocénotique dynamique. *Pedobiologia,* **2**, 15-40.

CHERNOVA (H. M.) & coll., 1988. — Faune des Collemboles d'URSS (en russe). *Acad. Sc. Moscou,* 1-214.

CHIBA (Y.), CUTKOMP (L. K.) & HALBERG (F.), 1973. — Circaseptan (7-day) oviposition rhythm and growth of springtail, *Folsomia candida* (Collembola : Isotomidae). *Int. J. Interdiscipl. Cycle Res.,* **4**, 59-66.

CHRISTIANSEN (K.) & BELLINGER (P.), 1980-1981. — *The Collembola of North America, north of the Rio Grande.* GRINNELL, College éd., Iowa, 1-1321.

CHRISTIANSEN (K.) & CULVER (D.), 1987. — Biogeography and the distribution of cave Collembola. *J. Biogeog.,* **14**, 459-477.

CLAYPOLE (A.), 1898. — The embryology and oogenesis of *Anurida maritima* Guer. *J. Morph.,* **14**, 219-300.

CUTKOMP (L. K.), MARQUES (M. D.), HALBERG (F.), CORNELISSEN (G.) & MARQUES (N.), 1987 *a*. — Springtails: a model for the study of spectral structure and beneficial circadian-circaseptan synchronizer manipulation. *Chronobiologia,* **14**, 166-167.

CUTKOMP (L. K.), MARQUES (M. D.), SNIDER (R.), CORNELISSEN (G.), WU (J.) & HALBERG (F.), 1987 *b*. — Chronobiologic view of molt and longevity of *Folsomia candida* (Collembola) at different ambient temperatures. *In: Advances in Chronobiology,* Part A, LISS A. R., éd., New York, 249-256.

DALENS (H.) & ROUSSET (A.), 1986. — Polymorphisme physiologique de l'activité estérasique au cours du cycle de mue chez *Hypogastrura boldorii* (collembole). *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 181-186.

DALENS (H.) & VANNIER (G.), 1979. — Écomorphose et rétention hydrique chez le Collembole *Hypogastrura tullbergi* (Schäffer). *C. R. Acad. Sc., Paris,* **289 (D)**, 931-933.

DALLAI (R.), 1975. — Ultrastructural and polarized light microscope studies on spermatophores of *Dicyrtoma ornata* (Insecta, Collembola). *J. Ultrastructure Research,* **50**, 355-361.

DALLAI (R.), 1977. — Consideration on the cuticle of Collembola. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **14**, 117-124.

DALLAI (R.), 1983. — Interesse biogeografico dei Neanuridi (Collembola) della Sardegna e delle isole dell'Arcipelago Toscano. *Lav. Soc. ital. Biogeog.,* N. S., **8**, 417-465.

DALLAI (R.), FANCIULLI (P. P.) & PETRUCCI (R.), 1986. — Enzyme diversity in the genus *Bilobella* (Insecta Collembola). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **23**, 333-348.

DEHARVENG (L.), 1981 *a*. — La chétotaxie dorsale de l'antenne et son intérêt phylogénétique chez les Collemboles Neanuridae. *Nouv. Rev. Ent.,* **11**, 3-13.

DEHARVENG (L.), 1981 *b*. — La famille des Odontellidae : phylogenèse et taxonomie. *Trav. Lab. Écob. Arth. édaph. Toulouse,* **3**, 1-21.

DEHARVENG (L.), 1982 *a*. — Contribution à l'étude des Collemboles Neanurinae : évolution, spéciation, polymorphisme somatique et chromosomique des formes européennes. *Thèse Université P. Sabatier, Toulouse,* 1-284.

DEHARVENG (L.), 1982 *b*. — Polymorphism of Polytene chromosomes in *Bilobella aurantiaca* (Insecta : Collembola). Study of a population from Sierra de Gredos (Central Spain). *Chromosoma,* **85**, 201-214.

DEHARVENG (L.), 1987. — Révision taxonomique du genre *Tetracanthella* Schött 1891. *Trav. Lab. Écob. Arth. édaph. Toulouse,* **5**, 1-151.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (C.), 1948. — Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles. *Arch. Zool. exp. gén.,* **85**, 261-425.

DENAYER (J.), LOPEZ HERRERA (M.) & GRÉGOIRE-WIBO (C.), 1983. — Essais de toxicité d'insecticides sur quelques espèces de Carabides et de Collemboles. *Med. Fac. Landbouww Rijksuniv.,* **48**, 487-498.

DENIS (J. R.), 1948. — Collemboles d'Indochine récoltés par M. C. N. Dawydoff. *Not. Ent. chin.,* **12**, 183-311.

DÖRING (D.), 1986. — On the male reproduction biology of *Orchesella cincta* (Collembola, Entomobryidae). *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 177-180.

DUNGER (W.), 1983. — *Tiere im Boden,* Wittenlung Lutherstade, 3-280.

EDWARDS (C. A.), 1969. — Soil pollutants and soil Animals. *Scient. Amer.,* **220**, 88-89.

EIJSACKERS (H.), 1975. — Effects of the herbicide 2, 4, 5-T on *Onychiurus quadriocellatus* Gisin (Coll.). *In: Progress in Soil Zoology,* VANEK, éd., Prague, 481-488.

FANCIULLI (P. P.), DALLAI (R.) & PETRUCCI (R.), 1986 *a*. — Enzymatic polymorphism in geographically isolated populations of *Thaumanura ruffoi*. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 197-202.

FANCIULLI (P. P.), DALLAI (R.) & PETRUCCI (R.), 1986 *b*. — Chromosomal and isozymic analysis in three populations of *Lathriopyga longiseta*. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 203-210.

FJELLBERG (A.), 1976. — Cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* Schött, 1893 (*mucronata* Axelson, 1900) syn. nov. (Collembola, Isotomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **13**, 221-222.

FJELLBERG (A.), 1978. — Generic switch-over in *Isotoma nivea* Schäffer, 1896. A new case of cyclomorphosis in Collembola (Isotomidae). *Norw. J. Ent.,* **25**, 221-222.

FJELLBERG (A.), 1985. — Arctic Collembola. I. Alaskan Collembola of the families Poduridae, Hypogastruridae, Odontellidae, Brachystomellidae and Neanuridae. *Ent. Scand., Suppl. 21,* 1-126.

FRATELLO (B.), BERTOLANI (R.), SABATINI (M. A.) & MOLA (L.), 1986. — Effects of the herbicide atrazine on Collembola. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 143-148.

GAMA (M. M. DA), 1964. — *Colêmbolos de Portugal continental.* Coimbra, 1-252.

GAMA (M. M. DA), 1980. — Aperçu évolutif d'une septantaine d'espèces et sous-espèces de *Xenylla* provenant de tous les continents. *Proc. 1st Int. Semin. Apteryg. Siena 1978,* 53-58.

GAMA (M. M. DA), 1984. — Phylogénie des espèces européennes de « *Pseudosinella* » (Collembola : Entomobryidae). *Annls Soc. r. zool. Belg.,* **114**, 59-70.

GAMA (M. M. DA), 1986. — Aperçu biogéographique des Collemboles de la Macaronésie. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 37-52.

GASC (J. P.), BETSCH (J. M.) & MASSOUD (Z.), 1983. — Prédation sélective des Collemboles par les Sauriens dans la litière de la forêt dense humide guyanaise. *Bull. Soc. zool. Fr.,* **108**, 467-476.

GERS (C.), 1982. — Incidence de la simplification du travail du sol sur la microfaune édaphique hivernale : données préliminaires. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **19**, 593-604.

GERS (C.) & IZARRA (D. C. DE), 1983. — Rupture de l'équilibre biocénotique des populations de Collemboles à la station de ski de Calmazeille-Formiguières (Pyrénées-Orientales). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **119**, 63-69.

GISIN (H.), 1947. — Sur les Insectes Aptérygotes du Parc National Suisse. *Ergebn. Wiss. Unters. Schw. Nat.,* **2**, 77-91.

GISIN (H.), 1955. — Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collemboles et les qualités agrologiques de sols cultivés. *Rev. suisse Zool.,* **62**, 601-648.

GISIN (H.), 1961. — Collembolenfauna Europas. *Mus. Hist. nat. Genève,* 1-312.

GREENSLADE (P.) & WHALLEY (P. E. S.)., 1986. — The systematic position of *Rhyniella praecursor* Hirst and Maulik (Collembola), the earliest known hexapod. *Proc. 2nd Semin. Apteryg. Siena,* 319-324.

GRÉGOIRE-WIBO (C.), 1975. — Bioécologie et dynamique de population de Collemboles. *Thèse Université Catholique de Louvain,* 1-217.

GRÉGOIRE-WIBO (C.), 1976. — Durées de développement et croissance de *Folsomia quadrioculata* (Tullberg) (Insecte Collembole) en élevage à température constante et en rythme nycthéméral. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **13**, 491-503.

GRÉGOIRE-WIBO (C.), 1978. — Effets du Curater sur la fécondité et la survie de *Folsomia candida* (Insecte Collembole). *Med. Fac. Landbouww. Rijkuniv.* **43**, 569-580.

GRÉGOIRE-WIBO (C.), 1983. — Incidences écologiques des traitements phytosanitaires en culture de betterave sucrière, essais expérimentaux en champ. I. Les Collemboles épigés. *Pedobiologia,* **25**, 37-48.

HAARLØV (N.), 1960. — Microarthropods from Danish Soils; Ecology, Phenology. *Oikos, Suppl. 3,* 1-165.

HÅGVAR (S.), 1984. — Ecological studies of microarthropods in forest soils, with emphasis on relations to soil acidity. Résumé *Thèse Université d'Oslo,* 1-35.

HÅGVAR (S.) & ABRAHAMSEN (G.), 1984. — Collembola in Norwegian coniferous forest soils. III. Relation to soil chemistery. *Pedobiologia,* **27**, 331-339.

HALE (W. G.), 1965. — Postembryonic development in some species of Collembola. *Pedobiologia,* **5**, 228-243.

HANDSCHIN (E.), 1924. — Ökologie und biologische Beobachtungen an der Collembolenfauna der schweizerischen Nationalparkes. *Verh. naturf. Ges. Basel,* **35**, 71-101.

HIRST (S.) & MAULIK (S.), 1926. — On some arthropod remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geolog. Mag.,* **63**, 69-71.

HUMBERT (W.), 1979. — Les organes excréteurs des Collemboles : étude ultrastructurale, cytochimique, spectrographique et approche écophysiologique. *Thèse Université de Strasbourg,* 1-165.

IZARRA (D. C. DE), 1977. — Les effets de l'emploi du feu sur les microarthropodes du sol dans la région semi-aride pampéenne. *Écol. Bull. (Stockholm),* **25**, 357-365.

JOOSSE (E. N. G.), 1983. — New developments in the ecology of Apterygota. *Pedobiologia,* **25**, 217-234.

JOOSSE (E. N. G.) & VELTKAMP (E.), 1970. — Some aspects of growth, moulting and reproduction in five species of surface-dwelling Collembola. *Neth. J. Zool.*, **20**, 315-328.

JUBERTHIE (C.), DELAY (B.) & BOUILLON (M.), 1980. — Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone non calcaire. *C. R. Acad. Sc., Paris,* sér. D, **290**, 49-52.

JURA (C.), 1965. — Embryonic development of *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) (Collembola) from oviposition till germ band formation stage. *Acta Biol. Crac. Zool.*, **8**, 141-157.

JURA (C.), 1972. — Development of Apterygote Insects. *In: Developmental Systems: Insects.* vol. 1. Academic Press, 49-94.

JURA (C.) & KRZYSZTOFOWICZ (A.), 1980. — Scanning electron microscopy of *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) (Collembola) embryo. The structure of dorsal organ. *Proc. 1st Int. Semin. Apteryg. Siena,* 105-113.

KRZYSZTOFOWICZ (A.), 1977. — Les études comparatives sur la morphologie des ovaires chez les Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **14**, 81-90.

KRZYSZTOFOWICZ (A.) & KISIEL (E.). 1986. — Morphogenesis of first egg envelops in *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) (Collembola). Preliminary studies. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 281-286.

LAUGA-REYREL (F.), 1977. — Contribution à l'étude du cycle biologique saisonnier de *Neanura monticola* (Collembole) : aspects histologiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **113**, 83-124.

LAUGA-REYREL (F.), 1983. — L'écomorphose chez *Hypogastrura tullbergi* (Collembole) manifestations cytophysiologiques et déterminisme endocrinien. *Thèse Université P. Sabatier, Toulouse,* 1-224.

LAUGA-REYREL (F.), 1984. — Modifications ultrastructurales des corps allates au cours du développement et de l'écomorphose chez *Hypogastrura tullbergi* (Collembole Hypogastruridae). *Int. J. Ins. Morph. Embryo.*, **13**, 411-424.

LECAILLON (A.), 1901. — Recherches sur l'ovaire des Collemboles. *Arch. Anat. micr.*, **4**, 471-604.

LEINAAS (H. P.), 1981 *a.* — Cyclomorphosis in *Hypogastrura lapponica* (AXELSON, 1902) (= *H. frigida* (AXELSON, 1905) syn. nov.) (Collembola, Poduridae). Morphological adaptations and selection for winter dispersal. *Z. f. zool. System. Evolut. forsch.*, **19**, 278-285.

LEINAAS (H. P.), 1981 *b.* — Cyclomorphosis in the furca of the winter active Collembola *Hypogastrura socialis* (Uzel). *Ent. scand.*, **12**, 35-38.

LEMOINE (V.), 1883. — Recherches sur le développement des Podurelles. *Congr. Ass. fr. Av. Sci.*, **9**, 483-520.

LINDENMANN (W.), 1950. — Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischen Orchesellen. *Rev. suisse Zool.*, **57**, 353-428.

LINNANIEMI (W. A.), 1907. — Die Apterygoten Finlands. I. Allgemeinen Teil. *Acta Soc. Sci. fenn.*, **34**, 1-134.

MARQUES (M. D.), CUTKOMP (L. K.), CORNELISSEN (G.), MARQUES (N.) & HALBERG (F.), 1987. — Lifespan of springtail on the 12-h shifts at varying intervals of 12-hourly alternation in ambient temperature. *In: Advances in Chronobiology,* Part A, LISS (A. R.), éd., New York, 257-264.

MARQUES (M. D.), CORNELISSEN (G.), CUTKOMP (L. K.), HALBERG (F.) & MARQUES (N.), 1988. — Experimental models for the study of chronoimmunomodulation. Rhythms of the springtail *Folsomia candida.* (Collembola : Isotomidae). *Chronobiologia,* **15**, 183-189.

MASSOUD (Z.), 1967 *a.* — Monographie des Neanuridae, Collemboles à pièces buccales modifiées. *Biol. Amer. Austr. CNRS,* **3**, 1-400.

MASSOUD (Z.), 1967 *b.* — Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926; Collembole fossile du Dévonien. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **4**, 497-505.

MASSOUD (Z.), 1969. — Étude de l'ornementation épicuticulaire du tégument des Collemboles au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sc. Paris,* sér. D, **268**, 1407-1409.

MASSOUD (Z.), 1971. — Un élément caractéristique de la pédofaune : les Collemboles. *In: La vie dans les sols,* Gauthier-Villars, PESSON (P.), éd., Paris, 337-388.

MASSOUD (Z.), 1976 *a*. — Essai de synthèse relatif à l'action des insecticides sur les Collemboles et les Acariens du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **13**, 35-42.

MASSOUD (Z.), 1976 *b*. — Essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **13**, 241-252.

MASSOUD (Z.), BETSCH (J. M.) & THIBAUD (J. M.), 1984. — Expérience de piétinement contrôlé du sol d'une forêt périurbaine : effets sur le peuplement de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **21**, 507-518.

MASSOUD (Z.) & LAWRENCE (P. N.), 1973. — Cuticle structures in the Collembola (Insecta). *Rev. Écol. Biol. Sol, 10,* 77-101.

NAJT (J.), 1982. — Contribution à l'étude du phénomène d'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae. *Thèse Université P. Sabatier, Toulouse,* 1-271.

NOSEK (J.), 1969. — The investigation on the apterygotan fauna of the low Tatras. *Acta Univ. Carol. Biol.,* 349-528.

PALEVODY (C.), 1976. — L'ovogenèse chez les Collemboles Isotomides : cytologie et approche physiologique. *Thèse Université P. Sabatier, Toulouse,* 1-133.

PETERSEN (H.) & LEXTON (M.), 1982. — A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processus. *Oikos,* **39**, 287-388.

POINSOT (N.), 1968. — Cas d'anhydrobiose chez le Collembole *Subisotoma variabilis* Gisin. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **5**, 585-586.

POINSOT (N.), 1974. — Comportement de certains Collemboles dans les biotopes xériques méditerranéens : un nouveau cas d'anhydrobiose. *C. R. Acad. Sc. Paris,* sér. D, **278**, 2213-2215.

PONGE (J. F.), 1980. — Les biocénoses des Collemboles de la forêt de Sénart. *In: Actualités d'écologie forestière,* Gauthier-Villars, P. PESSON, Paris, 151-176.

POZO (J.), 1986. — Ecological factors affecting Collembola populations. Ordination of communities. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **23**, 299-312.

PRABHOO (N. R.) & PAI (C. G. A.), 1986. — Collembola of fire affected and control sites in the Ponmudi-Kallar region of the western ghats in Kerala. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 157-162.

PRASSE (J.), 1975. — The effect of the herbicides 2, 4-D and Simazin on the coenosis of Collembola and Acari in arable soil. *In: Progress in Soil Zoology,* VANEK, éd., Prague, 469-480.

PRAT (B.) & MASSOUD (Z.), 1980. — Étude de la communauté des Collemboles dans un sol forestier. I. Structure du peuplement. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **7**, 199-216.

PURRINI (K.), 1983. — Comparison of pathogenic agents in Collembola (Insecta, Apterygota) from different forests in the Federal Republic of Germany, Austria and Spain, *Pedobiologia,* **25**, 365-371.

RAYNAL (G.), 1974. — Influence de l'humidité du substrat sur l'apparition de la neutralisation phénotypique chez *Bourletiella radula* (Collembole, Sminthuridae). *Pedobiologia,* **14**, 182-190.

RAYNAL (G.), 1976. — Les populations de *Bourletiella radula* (Collembole, Sminthuridae) du plateau d'Aumar (Pyrénées-Centrales). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* **112**, 23-35.

RICHARDS (W. R.), 1968. — Generic classification, evolution and biogeography of the Sminthuridae of the world (Collembola). *Mem. Ent. Soc. Canada,* **53**, 1-54.

SALEM (A.), 1973. — L'écologie des Collemboles (Ordre d'Insectes Aptérygotes). *In: L'Analyse des données : 1. La Taxinomie,* BENZECRI (J. M.), Dunod, éd., Paris, 474-482.

SALMON (J. T.), 1964. — An index to the Collembola. *Bull. r. Soc. New Zeal.,* **7**, 1-644.

SCHALLER (F.), 1952. — Die Copula der Collembolen. *Naturwiss.,* **39**, 48.

SCHLIWA (W.), 1965. — Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen über die Spermatophorenbildung bei Collembolen. *Zool. Jb. Anat.*, **82**, 445-520.

SELGA (D.), 1971. — Catalogo de los Colémbolos de la Péninsula Ibérica. « *Graellsia* » *Rev. ent. ibericos*, **26**, 133-284.

SØMME (L.) & CONRADI-LARSEN (E. M.), 1977. — Cold-hardiness of Collembolans and oribatid Mites from Windswept mountain ridges. *Oikos*, **29**, 118-126.

SNIDER (R.), 1973. — Laboratory observations on the biology of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola : Isotomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **10**, 103-124.

SNIDER (R.), 1974. —The life cycle relative to temperature of *Protaphorura armatus* (Tullberg) (Collembola : Onychiuridae), a parthenogenetic species. *The Great Lakes entomologist*, **7**, 9-15.

SNIDER (R.) & BUTCHER (J. W.), 1973. — The life history of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola : Isotomidae) relative to temperature. *The Great Lakes entomologist*, **6**, 97-106.

SNIDER (R.) & BUTCHER (J. W.), 1975. — The effect of DDT on the life history of *Folsomia candida* (Collembola : Isotomidae). *Pedobiologia*, **15**, 53-59.

STACH (J.), 1947. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Isotomidae. *Acta Mon. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1-488.

STACH (J.). 1949 *a*. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Neogastruridae and Brachystomellidae. *Acta Mon. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1-341.

STACH (J.). 1949 *b*. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Anuridae and Pseudachorutidae. *Acta Mon. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1-122.

STACH (J.). 1951. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Bilobidae. *Acta Mon. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1-97.

STACH (J.). 1954. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Onychiuridae. *P. A. N. Inst. Zool. Krakow*, 1-219.

STACH (J.). 1956. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Sminthuridae. *P. A. N. Inst. Zool. Krakow*, 1-287.

STACH (J.). 1957. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Neelidae and Dicyrtomidae. *P. A. N. Inst. Zool. Krakow*, 1-109.

STACH (J.). 1960. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Orchesellini. *P. A. N. Inst. Zool. Krakow*, 1-151.

STACH (J.). 1963. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects. Entomobryini. *P. A. N. Inst. Zool. Krakow*, 1-126.

SZEPTYCKI (A.), 1979. — Chaetotaxy of the Entomobryidae and its Phylogenetical significance. Morpho-systematic studies on Collembola. IV. *Polska Akad. Nauk*, 1-218.

THIBAUD (J. M.), 1970.— Biologie et Écologie des Collemboles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles. *Mém. Mus. Hist. Nat., Paris*, A Zool, **61**, 83-201.

THIBAUD (J. M.), 1977 *a*. — Intermue et température létales chez les Insectes Collemboles Arthropléones. I. Hypogastruridae et Onychiuridae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **14**, 45-61.

THIBAUD (J. M.), 1977 *b*. — Intermue et température létales chez les Insectes Collemboles Arthropléones. II. Isotomidae, Entomobryidae et Tomoceridae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **14**, 267-278.

THIBAUD (J. M.) & VANNIER (G.), 1980. — Diagrammes de transpiration chez les Collemboles Hypogastruridae en relation avec leur biotope. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **17**, 41-52.

THOMPSON (A. R.) & GORE (F. L.), 1972. — Toxicity of twenty-nine insecticides to *Folsomia candida*: laboratory studies. *J. Écon. Entomol.*, **65**, 1255-1260.

VANNIER (G.), 1971. — Signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent dans les sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **8**, 343-365.

VANNIER (G.), 1978. — Étude expérimentale de l'effet immédiat du feu de litière sur les Microarthropodes d'un sol forestier. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris,* 3e sér., **519**, *Écol. gén.*, 42, 51-63.

VANNIER (G.) & KILBERTUS (G.), 1981. — Participation des Insectes Collemboles et des microorganismes telluriques aux processus de migration des substances organo-minérales. *Coll. Int. CNRS n° 303 « Migrations organo-minérales dans les sols tempérés » Nancy 1979.* CNRS éd., Paris, 133-144.

VANNIER (G.) & THIBAULT (J. M.), 1978. — Réduction ou perte totale de la capacité de régulation hydrique chez des espèces de Collemboles cavernicoles appartenant à la famille des Tomoceridae. *Bull. Soc. Écophysiol.*, **3**, 124-126.

WEIGMANN (G.), 1973. — Zur Ökologie des Collembolen und Oribatiden in Grenzbereich Land-Meer (Collembola, Insecta-Oribatei, Acari). *Z. Wiss. Zool.*, **186**, 295-391.

WIBO (C.), 1973. — Étude de l'action d'un insecticide organophosphoré sur quelques populations de Microarthropodes édaphiques. *Pedobiologia,* **13**, 150-163.

YOSII (R.), 1956. — Monographie zur Höhlen Collembolen Japans. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, **3**, 1-109.

YOSII (R.), 1959. — Studies on the Collembolen fauna of Malay and Singapore. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, **10**, 1-65.

ZETTEL (J.) & ZETTEL (U.), 1986. — Influence of the cyclomorphosis on the winter behaviour of *Isotoma hiemalis* (Collembola). *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 117-122.

ZINKLER (D.) & RÜSSBECK (R.), 1986. — Ecophysiological adaptations of Collembola to low oxygen concentration. *Proc. 2nd Int. Semin. Apteryg. Siena,* 123-128.

RÉSUMÉ. — Voir p. 36.

SUMMARY. — The author here considers some biogeographical and ecological problems in the Collembola. He proposes an ecological classification of the organisms based on the adaptation to the different environments: from the strictly edaphic superficial layers (humus, moss on the soil...) the evolution generates a great taxonomical diversity to the other peripheral surroundings: grassland, deep soil, water surface, marine sands, caves... Next the factors of the species distribution are analysed on two levels: On the one hand, small-scale chorological factors connected with the paleogeography and the continental drift; on the other hand, strictly present large-scale mesological factors (especially climatic and microclimatic components). The author shows likewise the position of the Collembola in the food chain of the edaphic biocenosis and the part of these in the pedogenesis.

The impact of the human interventions on the biocenotical stability is analysed in the last part of this work: deforestation and afforestation, soil ploughing, use of pesticides, fire, stamping of edaphics layers...